環境與稻作生產
第九章　土壤環境逆境與水稻生產
135 - 159, 1999

第九章　土壤環境逆境與水稻生產

陳世雄[1]　李健捀[2]
[1]國立中興大學農藝學系
[2]臺灣省臺中區農業改良場

摘　要 ---------- 136
壹、前言 ---------- 136
貳、土壤水分與通氣逆境 ---------- 136
參、土壤溫度逆境 ---------- 143
肆、土壤鹽害逆境 ---------- 145
伍、土壤重金屬逆境 ---------- 146
陸、土壤壓實 ---------- 147
柒、結語 ---------- 149
捌、引用文獻 ---------- 150
英文摘要(ABSTRACT) ---------- 159

第九章 土壤環境逆境與水稻生產

陳世雄[1] 李健择[2]
[1]國立中興大學農藝學系
[2]臺灣省臺中區農業改良場

摘 要

臺灣稻田根系環境普遍存在之障礙爲通氣逆境及土壤壓實。臺灣稻田歷經三百餘年的浸水耕犁，造成犁底層普遍壓實，最大總體密度曾發現高達 1.9 gcm^{-3} 者，形成人爲的淺土層，因而造成根系發育的障礙，並嚴重減緩滲漏速率，使得土壤氧化還原電位低落，對根系活性有不良的影響。過去育種者由於根系觀察困難，往往未及於根系性狀的選拔，加上整地良好，肥力充裕的根系選拔環境，使得育成之新品種不易適應根系逆境。未來育種若能適度考慮根系性狀，並配合消除土壤環境障礙等措施，當有助於水稻生產之進一步突破。

關鍵詞：根系環境、逆境、水分，通氣、土壤氧化還原電位、氧氣、溫度、鹽害、重金屬、壓實。

壹、前言

一般人看到的作物只是地上部，往往忽略了地下隱藏的根系。作物地下部的生質量，往往佔整體植株總乾物重將近一半的比例，所以根系可以說是作物隱藏的一半。容納並滋潤這隱藏的一半，就是土壤。土壤包含固相、液相和氣相，由於土壤三相的組成成分與差異，及其與作物根系的交感，造成土壤生產力的表現有極大的差異。此外，由於土壤與外界環境的交感，使得有些不利的土壤環境對作物根系生長形成逆境。整體而言，土壤環境中對作物生育影響較大之逆境，包括土壤通氣，水分、土壤溫度、鹽害、重金屬與機械阻力。

貳、土壤水分與通氣逆境

理想的土壤三相中，固相約佔 50%，其中礦物質佔 45%，有機質 5%；液相 25% 以及氣相 25%。水稻某些生長期，包括幼苗期、幼穗分化期及開花期，對於缺水極爲敏感。當稻田土壤長時間處於浸水，或水分飽和狀態，則在此一期間氣相不存在，根系的呼吸必需來自水稻特殊的通氣組織，及入滲水帶入之溶氧。若浸水時間太長，土壤滲漏太慢，或因施用新鮮有機質，常導致土壤通氣不良，可能形成通氣逆境。反之，水稻在某些生長期，如分蘗後期及穀粒成熟期，常爲抑制無效分蘗，或爲改善土壤通氣，而進行排水曬田，此時土壤的氣相可部份或全部恢復，若排水時間持續延長，由於土壤水分潛勢下降，則可能會對水稻根系形成水分逆境。

一、土壤水分逆境

一般旱作物根系對於土壤通氣的需求甚高，對根系環境通氣不良極為敏感。在旱作土壤，土壤通氣狀況可以利用黃金電極測定土壤空氣中的含氧量來判定。在浸水土壤，則只能利用白金電極測定土壤氧化還原電位，來判定土壤通氣的情形。土壤氧化還原電位主要依據土壤溶液中氧化物質與還原物質濃度的比值來決定。

水稻在營養生長期間，主要進行分蘗的產生以及植體的生長。陳(1992) 指出水稻在分蘗期間，排水提高土壤水分張力至 0.08 MPa，分蘗將受到抑制，而顯著減少，同時株高也顯著降低，因為分蘗數顯著降低，使得產量也顯著降低。大部分地區作物產量減少，與水分缺乏，作物根系發展受阻，而影響地上部之生育有關(IRRI，1983)。陸稻根粗且分佈深，且具有較高的地下部/地上部生質量之比值,大部分高產的水稻品種則具有短而細,分布較淺的根系(Chang *et al.*, 1972; Parao *et al.*, 1976)。Kawata *et al.*(1977)指出，水稻分別在長期湛水及間斷灌水下栽培，其冠根數目以長期湛水栽培較多，分支根則以間斷灌水栽培較多。Banba and Ohkubo(1981)將水稻及陸稻施以不同灌溉處理，維持不灌溉處理者，其根系分布在較深層土壤；當土壤水分到達 PF2.5 及 PF2.0 即行灌溉處理者，根系主要分布在表土層，此現象在一般淺根性之水稻表現尤為明顯，同時也指出在相同土壤水分張力處理下，在土壤表層 14 cm 根之分布水稻約佔 87%，陸稻只有 79%，明顯表現出水稻之根系分布較淺，陸稻根系較深之特性。

水稻生殖生長期間可分為幼穗分化期、孕穗期及抽穗期，幼穗分化期及抽穗期對水分逆境反應最為敏感。稻之幼穗形成期是穎花分化及一穗粒數決定的時期，此一時期環境因素的改變，將影響產量構成要素之一穗粒數及稔實率。Ofelia and O'Toole(1986) 指出，在花粉形成期間因水分逆境引起稔實率降低，是導致產量降低的主要原因。在減數分裂期間以不同程度的水分逆境處理，稔實率隨劍葉水分潛勢降低而直線下降。葉片水分潛勢在-1.1 MPa(對照組)時，稔實率為 80%，當葉片水分潛勢降低至-3.5 MPa 時，稔實率降低至 50%，對產量有顯著不利的影響。經進一步分析花粉母細胞減數分裂過程，在水分逆境下有較多不正常的染色體發生，以及未成熟、白色的小穗發生，萎縮小穗數目隨著葉片水分潛勢的降低而增加。稻之抽穗期包括穗軸抽出、外內穎開啓及授粉等過程，此時期與產量構成要素之稔實率有關。Cruz and O'Toole (1984)以最大蒸發散量做為稻株需水的指標，在開花期間當蒸發散量低於最大蒸發散量 30%以上時，亦即土壤中水分不足最大蒸發散量 30%以上時，產量即呈直線遞減。產量降低的原因為稔實率下降所致，在抽穗期間，葉片水分潛勢與穗軸抽出葉鞘的程度有顯著的直線關係，平均約有 30% 的不稔率是由於穗包覆在葉鞘中不能抽出所致。若在抽穗期水分供應不足植株所需，由於不稔實率增加以及穗抽出困難，造成稔實率的降低，對產量有鉅大的影響。

水稻之穀粒充實期是光合產物急速累積的時期，此期間缺水對於產量構成要素之稔實率及千粒重會有重要的影響。影響穀粒充實的重要因素為光合產物累積速率及累積期間的長短。Rahman and Yoshida(1985)在開花後第三天起分別以田間容水量 100%、75% and 50%之土壤水分處理，維持至成熟期結束，結果當水分降至低於田間容水量 50% 時，產量明顯降低 16～20%。缺水造成產量降低的主要原因為穀粒的充實速率降低所致，對穀粒充實期間的長短則沒有影響。此外，莖及葉鞘於開花前貯存的光合產物，在缺水而光合作用受限時，可提供為穀粒充實的供源。在開花後第一天至第十天之間，以劍

葉相對水分含量 95～97% 處理，使得處理區由植株開花前所貯存的光合產物轉移至穀粒者佔穀粒乾物質重量 25.6%。但對照區則只有 14.6%，靠開花前儲存的光合作用轉移而來，有較多的光合產物靠葉片在開花後進行光合作用轉運至穀粒中 (小葉及高見，1981) 。上述結果顯示，水稻對缺水的反應極爲敏感。因爲水稻在不同的生長階段，根系的發展及植株的型態均有差異，對水分的需求及吸收水分的能力必然也不一樣。

一般作物常利用三種方式來抵抗乾旱的傷害，第一種爲避旱性，植物以縮短生育期的方式避免乾旱的侵襲。第二種爲耐旱性，植物以本身生理的改變，如進行滲透調節(osmotic adjustment)以維持膨壓，使傷害降低，達到存活目的。第三種爲提高水分利用效率，使收穫指數達到最高。傳統的陸稻品種，一般是屬於植株較高、分蘗能力較低，但是具有深根及耐旱的特性。水稻則屬於植株半矮或中高，在適當的水分栽培下，能表現較高的生產能力。基於水稻及陸稻栽培上水分需求的差異，育種選拔的目標也有所不同(Chang and Vergara, 1975)。水在植物組織或細胞內的流動，係受水分潛勢控制。O'Toole and Cruz (1980) 以傳統的陸稻栽培種 KP 及水稻栽培種 IR28，在營養生長期間，持續施以 29 天的水分逆境處理，從處理開始第 10 天後，葉片水分潛勢顯著降低，IR28 降低的速度較 KP 快，特別在中午時分，IR28 降低的幅度更大。測量參試兩品種的葉片氣孔阻力，則顯示在處理第 10 天後，葉片氣孔阻力明顯增加，特別是 IR28 的反應更爲激烈，比較其葉片向軸面(adaxial，即葉表)及背軸面(abaxial，指葉背)的氣孔阻力，發現背軸面的氣孔阻力比向軸面的氣孔阻力高，並且隨著水分逆境處理時間延長，其差距更大。水分逆境下葉片兩面氣孔阻力差異的原因，在於水分逆境處理第十天以後，葉片開始往向軸面捲曲，使得背軸面所暴露的逆境環境比向軸面劇烈,因此導致背軸面的氣孔阻力比向軸面的氣孔阻力爲高。Ding-kuhn *et al.*(1989a)以 Azucena(陸稻)和 IR20(水稻)二品種爲材料，進行三級水分逆境處理，分別每天供水 0.832、0.321 及 0.038 cm，結果顯示供水量愈少之處理，其淨光合作用速率、葉片氣孔導度及葉片水分潛勢下降愈低，特別在中午降低的幅度最大，兩個參試品種的反應類似，但是水稻 IR20 的葉片水分潛勢比陸稻 Azucena 低。IR20 葉片水分潛勢在水分逆境下，下降幅度較低，導因於葉片氣孔導度之反應比Azucena不敏感，因此氣孔關閉的反應較遲鈍，而有較高的蒸散速率所致。雖然 Azucena 在水分逆境下與 IR20 比較，具有較高的葉片水分潛勢，但 Azucena 在葉片水分潛勢下降到-0.75 MPa 光合作用即開始受到抑制，而 IR20 光合作用則在-1.0 MPa 才開始受到抑制，顯示陸稻在水分逆境下，表現出較水稻敏感的光合作用抑制，及較低的葉片氣孔導度。IR20 and Azuecna 對水分逆境的反應都是經由葉片捲曲，以降低暴露在不利環境中的葉面積，用以降低葉片的蒸散作用，但也因而使得光合作用隨著降低。由葉片捲曲與不捲曲之光合作用對蒸散作用的比值來看，葉片捲曲影響蒸散作用反應比光合作用更明顯，使得稻在水分逆境下，葉片捲曲可以有效改進水分利用效率。

Glaszman(1985)將稻依同功異構酶的多型性 (Isozyme polymorphism)分成六個遺傳族群，秈稻歸類於第 I 族群，大部分屬於植株半矮、高分蘗和適於水田栽培的；Aus 稻則歸類於第 II 族群，其植株型態和秈稻相似，但是具有較短的生長期；粳稻則歸類於第IV族群，大部分屬於植株高、葉長而寬、深根且耐旱。Dingkuhn *et al.*(1989b) 以 28 種不同遺傳型稻在種植後第 57 天至 81 天間施以中度的水分逆境處理，結果大部分的 Aus 稻具有較低的葉

片水分潛勢，稉稻則具有較高的葉片水分潛勢，秈稻居於中間。調查葉片的捲曲程度及氣孔導度與葉片水分潛勢的關係，顯示維持較高葉片水分潛勢的栽培種，具有較高的葉片捲曲程度以及較低的氣孔導度，亦即稉稻在水分逆境下，對葉片捲曲程度比秈稻反應更敏感。觀察葉片氣孔導度在水分逆境下的變化，顯示在輕微的水分逆境下，氣孔即具有高度的敏感性。Ludlow(1980)認爲，調整葉片氣孔的啓閉，是作物控制水分過度蒸散之有效方法之一。Henson（1982）指出，氣孔開始關閉的葉片水分潛勢約在-0.8 MPa 至-1.2 MPa 之間，依栽培種之不同而有差異。調查 28 個不同遺傳型稻在中等水分逆境下的淨二氧化碳同化速率，改良的秈稻具有較高的淨二氧化碳同化速率，Aus 稻則較低。

植物在缺水下進行滲透調節爲耐旱性重要機制，也是植物適應不良環境重要反應之一。滲透調節具有下列幾種重要的功能：1. 維持細胞生長，2. 維持氣孔張開，3. 維持光合作用， 4. 增加生產能力。Turner and Jones (1980)認爲在低葉片水分潛勢下，若能經由葉片滲透潛勢之調節作用，使得葉片能維持相當之膨壓，以保持氣孔適度開啓，應有利於作物在乾旱環境下之生長。滲透潛勢之調節，有兩種不同方式：(1)增加細胞內之溶質(Hsiao *et al.*, 1976; Fereres *et al.*, 1978; Culter and Rains, 1978; Ackerson, 1981) (2)縮小細胞之容積(Culter and Rains, 1977; Jones and Turner, 1978; Ackerson and Hebert, 1981)。這兩種方式都能增加細胞內溶質之濃度，改變其滲透潛勢，而維持膨壓潛勢。Hsiao *et al.*(1984) 以水稻 IR26 爲材料，從停止灌溉後第 16 天開始，葉片水分潛勢開始顯著降低，從第 20 天開始，處理區比對照區滲透潛勢顯著降低，至處理結束，處理區比對照區高出 0.5 到 0.6 MPa 的滲透調節能力。Culter *et al.*(1980)的試驗也有相同的結果，並且發現在滲透潛勢降低的情況下，同時使得細胞的膨壓潛勢上升及細胞的彈性增加。因爲在水分逆境下，細胞具有較高的滲透調節能力，因此當遭遇嚴重乾旱脫水時，可以延遲葉片捲曲或稻株之死亡。水稻在缺水情況下，雖然滲透調節可以發揮適當之功能，使氣孔保持適度之開啓，但是當葉片水分潛勢降低，由於氣孔導度下降,使得光合作用受到抑制(李, 1993)。在營養生長期減少灌溉，維持土壤水分張力在 0.02 及 0.04 MPa 的範圍，使稉稻臺中 189 號光合作用速率及產量明顯降低，秈稻臺中秈 10 號則對較高之土壤水分張力明顯表現較強的忍受性，顯示不同水稻遺傳組成對土壤水分的利用效率及高水分張力的耐受性有其先天差異。Mario *et al.*(1985)指出水稻在水分逆境下光合作用速率降低，缺水使得氣孔關閉，參與光合作用酵素活性降低，葉綠體結構破壞及光合產物輸送速率降低，是造成光合作用降低主因。 Dingkuhn *et al.*(1989)指出水分逆境下氣孔關閉及葉片捲曲，雖可改善水稻之水分利用效率，但實際上水稻生育可能已受阻礙，或由於葉片水分潛勢下降，而使光合作用速率下降。

陳(1991)指出提早於 4 本分蘗期曬田至土壤水分張力達 0.8 bar 後，土壤氧化還原電位提高 380 mv 以上，土壤穿刺阻力由浸水區之 43 kg cm^{-2} 增加至 58 kg cm^{-2}，根的伸展受到抑制，根長減少 64～73%，但根徑加粗，分支根大量增加。曬田後土壤抽出液含氮量降低 50%，磷之有效性降低 90%，鉀則不受影響。抽穗期水稻劍葉氮及鉀的濃度並不因曬田而降低，但磷濃度則因曬田降低 33%，分蘗數亦由浸水之平均 18 株減少爲 12 株。曬田後增施磷肥，可以提高稻根活性，增加葉片磷濃度，分蘗數由 12 株增加至 15 株。推測曬田抑制水稻分蘗過程中，土壤穿刺阻力昇高造成根部發展及吸收受阻，以及土壤有效性磷濃度降低，造成水稻磷的吸收受抑制，都

是可能的重要機制。

二、土壤通氣逆境

對旱作物而言，灌溉過度即可能造成根部的氧氣逆境。水稻根部由於具有通氣組織，在滲漏正常的浸水土壤中，並不致產生氧氣逆境的問題。但在極度排水不良，滲漏太慢的土壤，則仍有對水稻發芽或根部不利的環境發生，這種情形特別容易發生在直播水稻的發芽過程。

水稻在生長期間，土壤長期處於浸水狀態，土壤浸水後，其物理、化學和生物性質皆隨之改變，而影響水稻根系環境。浸水使大氣和土壤間的氣體交換減緩，氧氣在水中的擴散速率爲空氣中的萬分之一，使得土壤從有氧狀態轉變爲無氧狀態，造成土壤氧化還原電位下降。水稻雖然因爲根部具有通氣組織，可以由地上部輸送氧氣擴散進入根圈土壤中，但通氣不良的土壤仍然足以嚴重妨礙水稻生育。浸水土壤最明顯的變化，是根的生長環境由氧化狀態轉變成還原狀態。Takai *et al.*(1956)觀察水田土壤於浸水一天後，氧幾乎全部消失。但王(1974)測定浸水的土壤氧氣濃度，三天後發現尙有 0.7%氧氣。地面水的溶氧，藉入滲與擴散作用進入土壤，使得浸水土壤分爲氧化層與還原層(Pearsall and Mortimer, 1939)，Alberda(1953)指出氧化層只有 2 mm 厚。洪等(1978)指出，土壤中氧化還原電位的分佈有一最低值，此一最低值在土層內的深度，受時間及滲漏速率影響，當氧的消耗速率爲 41.7 μg・day・ cm^{-3} 時，若滲漏速率爲 2.5 cm・day^{-1}，則氧化層可達 1 cm。王(1974)指出，當土壤入滲速率爲 2.1 cm・day^{-1} 時，入滲水攜帶氧氣到土壤中的速率，比擴散作用的供氧速率大 10 倍。土壤的氧化還原電位，主要受土壤消耗氧的速率，及氧氣供應速率的影響。

在無氧氣存在的情況下，Black(1968)指出氧化還原電位爲水田還原程度最好的指標，可提供土壤中化學和生物變化的訊息。水田在還原情況下，鐵和錳的氧化物因還原而溶解度增加，使土壤中 Fe^{2+}和 Mn^{2+}濃度提高(Gotoh and Yamashita, 1966; Ponnamperuma, 1972)。土壤中 Fe^{2+} 和 Mn^{2+} 的增加，對於水稻吸收這兩種元素是較爲有利(Clark *et al.*, 1957)，且 Fe^{2+} 和 Mn^{2+} 有助於將交換位置的 K^+ 和其他陽離子交換出來，增加這些陽離子的有效性(Ponnamperuma, 1967)。但是 Fe^{2+} 和 Mn^{2+} 濃度過高對水稻會造成毒害(Ponnamperuma, 1955)。Jugsujinda and Patrick (1977) 在水稻營養生長期間，以不同氧化還原電位及 pH 處理，觀察水稻對鐵、鋅、錳及磷之吸收。指出水稻在低氧化還原電位，鐵的吸收較好。鋅則在低氧化還原狀態下，溶解度及吸收皆降低，且隨著氧化還原電位的下降而減少吸收。錳的吸收則顯著受到鐵的影響，鐵吸收增加使得錳吸收減少。

土壤 pH 值對磷的吸收有顯著的影響，在 pH 較低的情況下，氧化還原電位高者較氧化還原電位低者磷吸收較好。當 pH 值提高，水稻對磷的吸收降低，可能由於在高 pH 情況下，鐵的溶解度降低，與磷形成不溶解性磷酸鐵有關。土壤在浸水後，酸性土的 pH 逐漸上升，鹼性土則下降，經過 2～3 週後達一穩定 pH 值，大約在 6.5～7.2 之間(Ponnamperuma, 1972)。土壤在浸水環境下，氧化還原電位逐漸降低，土壤中的氮素主要以 NH_4^+ 型態存在，和土壤粒子結合，不易淋洗，容易被水稻根系吸收，因此氮素的有效性較高。當排水提高土壤水分張力， 使得氧化還原電位升高後，NH_4^+因爲硝化作用轉變成 NO_3^-，而 NO_3^-與土壤粒子表面的負電荷互相排斥，會因土壤再浸水，被淋洗；或經過還原層，因爲脫氮作用造成氮的損失 (IRRI, 1966)。Patrick and Wyatt(1964)指出若浸水與排水交替，將造成 15～20%土壤全氮的損失，Reddy *et*

al.(1976)亦有相同的結果。Tolley *et al.*(1986)指出，在低氧化還原狀態下，氮的吸收量最多，當氧化還原電位爲-200 mv時，根對氮的吸收量最多，並且隨著氧化還原電位的提升，吸收量逐漸減少。對土壤之全氮含量則有相反的影響，當氧化還原電位爲-200 mv 時，其土壤的全氮含量最少，氧化還原電位提高至+500 mv，土壤全氮含量最高。土壤殘存全氮含量與植株內的含量呈相反的關係，當植株吸收減少時，土壤之全氮殘存量相對地提高。土壤中磷的有效性可因浸水而增加，這是因爲氧化還原電位下降，因鐵的還原而導致難溶的磷酸鐵溶解所致。在還原狀態下，鉀較易釋放，尤其在含有大量的 Fe^{2+}及Mn^{2+}的土壤，Fe^{2+}和 Mn^{2+}可以將土壤粒子內K^+交換釋放(IRRI, 1963; Ponnamperuma, 1976)。

土壤浸水後，氧化還原電位下降速度因土壤的不同而異(Aomine, 1962)，其理化性質的變化包括浸水土壤的化學變化(Ponnamperuma, 1972)，氧氣的消耗與供給(Grable, 1966；王，1974)，養份的有效性 (Ponnamperuma, 1972; Goton and Yamashita, 1966; Mikkelsen and Kuo, 1976)。Patrick and Mahapatra (1968)指出，通氣良好的旱田土壤，其氧化還原電位介於 400 mv~700 mv 之間，土壤持續浸水，其還原電位可低到-250 mv～-300 mv。土壤浸水後，許多氧化態的無機成份按其容易還原的程度，依次還原。土壤中氧化態的無機成份，其接受電子的先後次序爲O_2、NO_3^-、MnO_2、$Fe(OH)_3$、SO_4^{2-}、CO_2及N_2 (Turner and Patrick, 1968)。因此，土壤中含多量氧化還原可逆的成份，對還原電位的變化扮演重要的角色。土壤中的鐵就是一例，如果土壤中含有較多的鐵，除非土壤浸水時間長到足以使土壤中的 Fe^{3+} 還原到完全消失，否則土壤氧化還原電位不會低到產生 H_2S 的程度。Ponnamperuma (1965)指出若土壤中含豐富的三價鐵，則還原電位在-50 mv～-200 mv 的範圍內下降較緩慢。顯示鐵、錳在水田還原變化上具緩衝效果(Patrick and Mahapatra, 1968; Takahashi, 1960)。

浸水土壤氧化層的厚度和土壤的滲漏速率有關，滲漏速率則和土壤中粗孔隙的含量有關，土壤水飽和移動時，導水度依孔隙半徑的四次方增加。孔徑增加一倍，流量增加爲原來的十六倍。水田整地方式是先灌水再耕犁，粗孔隙被破壞殆盡(Bodman and Rubin, 1948; Ghildyal, 1969)，只剩下土粒間存在的水膜(Naphade and Ghildyal, 1971)，土壤打成泥漿後滲漏速率約爲未打成泥漿的三分之一 (IRRI, 1973; De Datta and Kerim, 1974)，因此隨入滲水帶入土中的氧減少，土壤氧化還原電位下降。對水稻生長初期根系的發育，常因氧化還原電位太低而受限制。曾(1981)指出，在土壤氧化還原電位-190 mv 下，水稻根系發育顯然較-154 mv 下差。土壤強烈還原對水稻生長有害，李和邱(1968)指出，冬山土壤因添加有機質，土壤氧化還原電位太低，水稻初期幾乎停止生長。

稻田土壤長期處於浸水狀態，導致土壤氧化還原電位太低(Patrick *et al.*, 1968; Ponnamperuma, 1972; Sah *et al.*, 1989)，對水稻發芽、生長及根系的發育有害(黃, 1984)，並容易造成養分之流失或不平衡(Malhi *et al.*, 1990; Ponnamperuma, 1972)。此外，由於浸水土壤累積過多的有毒物質，對水稻根系發展及活性有不利的影響(陳，1992)。尤其在水稻生育後期，根系活力衰退，適度排水，不僅促進土壤通氣，提高土壤氧化還原電位及根活性(陳，1992)，也有助於排除累積之毒害物質，改善土壤環境，有利於水稻的生長。但是過度提高土壤氧化還原電位，可能導致磷肥的有效性降低(Sah and Mikkelsen, 1986)，影響產量。陳等 (1991)曾指出二期稻作，排水不良土壤由於氧化還原電位

太低，水稻生育不良，改善二期稻作通氣，可以增加產量。適度減少灌溉，除可提昇氧化還原電位外，並可促進水稻根系活性，增產稻穀 18%(陳，1991a)。上述試驗結果顯示稻田適度減少灌溉，不但節省灌溉水源及灌溉勞力，且有提昇土壤氧化還原電位(陳等，1991)，及改善根系活性之好處，並可由於氧化還原電位提昇，收穫指數的增加而增加產量(陳, 1992b)；但也有磷肥有效性降低，及穿刺阻力增加之缺點(Thangaraj *et al.*, 1990; 陳，1991a)。此外，由於排水後硝化作用旺盛進行，也可能造成氮素損失(Ponnamperuma, 1985; De Data *et al.*, 1991; 陳，1992b)。

陳(1992)利用浸水及排水時間長短控制氧化還原電位。兩個水稻品種，臺農 67 號及臺農 70 號，分別以三個氧化還原電位範圍(-300～0，-200～+100，-10～+300 mv)處理。兩個品種對土壤氧化還原電位的反應不一致，臺農 67 號根活性較弱，在低氧化還原電位處理(-300～0 mv)每公克稻根只有 3.4 A(吸光度)，在較適中之氧化還原電位(-200～+100 mv)範圍，根系環境通氣良好，可以提高根活性至 17.7 A，因而得到較高之產量。臺農 70 號根活性較強，即使在較低之氧化還原電位，由於磷的有效性及銨態氮的濃度較高，生育較好，反而得到較高產量。兩個品種在較高之氧化還原電位(-100～+300 mv)處理，可能由於土壤溶液中氮及磷的有效性降低，影響養分的吸收，光合作用速率下降，產量因而低下，爲三個氧化還原電位處理產量最低者。臺農 70 號在低氧化還原電位處理，抽穗期光合作用速率爲 14 μmol $CO_2{\cdot}m^{-2}{\cdot}S^{-1}$，較在高氧化還原電位之 8 μmol $CO_2{\cdot}m^{-2}{\cdot}S^{-1}$ 高，可能與在低氧化還原電位下水稻吸收氮素較高有關。臺農 67 號在低氧化還原電位處理下，光合作用速率較高，爲 13 μmol $CO_2{\cdot}m^{-2}{\cdot}S^{-1}$，但收穫指數只有 45%，產量較低，每株只有 12.5 g；在中度氧化還原電位處理者，光合作用速率爲 12 μmol $CO_2{\cdot}m^{-2}{\cdot}S^{-1}$，由於收穫指數高達 51%，產量爲每株 20.6 g，顯示在不同土壤氧化還原電位下，可能造成水稻光合產物分配之差異，是影響其產量的一個重要因素。

發芽中的水稻種子胚芽及芽鞘對缺氧環境之忍受性，與強烈的酒精發酵有關(Bertani *et al.*, 1980; Richard *et al.*, 1986)，稻株幼苗的芽鞘及中胚軸則具有將酒精滲漏到外界土壤溶液的能力(Rumpho and Kennedy, 1981, 1983a)。此外，水稻在無氧情況下發芽，脂質代謝扮演一個特別的角色(Rumpho and Kennedy, 1983b; Everard and Kenndy, 1985)。芽鞘中，磷酸五碳糖之氧化路徑(OPP)，不管在無氧或有氧狀態下都具有活性，提供合成脂質之中間產物。同時，脂質生合成路徑將 OPP 產生之 NADPH 氧化，使得碳水化合物代謝得以繼續進行(Knowles and Kennedy, 1985)。在無氧狀態發芽過程中，脂質可以當做細胞膜成分，而維持發芽及細胞擴張之所需。雖然水稻幼苗在無氧狀態下，酒精發酵可以產生一些 ATP，但可能只是作爲補充仍繼續進行 TCA Cycle 之不足(Rumpho and Kennedy, 1983a)。若 NADH 可以在 cytochrome 利用氧分子以外的物質當最終電子接受者，再氧化成 NAD，則 TCA Cycle 中磷酸化反應的物質足夠供應所需的 ATP (Fox *et al.*, 1988)。耐無氧及不耐無氧植物組織間，能量代謝及發酵有很大的差異。突然暴露於無氧環境之下，一般不耐無氧的植物組織存活期間，主要依據氣溫變化(呼吸速率)以及呼吸物質的存量而定。

在無氧狀態下，糖類對促進糖解及發酵的角色，與高能量代謝有關(Saglio *et al.*, 1980)。發芽中水稻的芽鞘對無氧環境耐受力非常高，但突然置於無氧環境，仍會導致腺嘌呤核苷酸能價(AEC; adenylate energy charge)之徒降(由 0.9 降至 0.5)，以及總腺嘌呤核苷酸之降低。但在隨後 24

小時，AEC 可以回昇至相當高的水準(0.75)。但對無氧環境不耐性之玉米，AEC 只能回復到大約 0.6，遠低於水稻。

驟然置於無氧狀態，玉米根的最大存活期間大約是 15 至 24 小時(Roberts *et al.*, 1984a,b)，水稻根則是 5 小時(Webb and Armstrong, 1983)至 120 小時(Bertani *et al.*, 1980)。通常植物缺氧如果是漸進式的，植物可以慢慢改變代謝方式調適，則對植物造成的傷害較輕微，例如事先將植物置於四分之一氧氣濃度的空氣中 18 小時，則植物對無氧環境的忍受性將大大改進(Saglio *et al.*, 1988; Johnson *et al.*, 1989)，若根部存有大量 ATP，總腺嘌呤核苷酸及較高之 AEC，則對無氧環境的耐受性更大。

Hite and Cheng(1996)指出土壤中由於鐵的存在，具有緩衝作用，使土壤氧化還原電位得以維持在 100～200 mv，因而防止硫化氫及甲烷的產生，建議施用 $Fe(OH)_3$ 於稻田中以防止甲烷的產生。Jugsujinda and Patrich(1996)指出當土壤浸水後，鐵的還原及甲烷的產生是依據熱力學的理論依序發生，鐵的溶解與沉澱反映土壤 pH 及氧化還原電位的變化。甲烷氣體最大釋放量發生在 pH 中性以及氧化還原電位低於-250 mv 之情況下。當土壤 pH 降低，氧化還原電位提高至-250 mv 以上，甲烷的釋放量明顯下降。當 pH 降低，Fe^{2+}大量產生，pH 每降低一單位，Fe^{2+}濃度增加約一千倍。當土壤中大量 Fe^{3+}還原成 Fe^{2+}時，甲烷的形成受到抑制。

生長於浸水土壤下的水稻根系外常包覆一層紅褐色礦物質，其量與稻穀產量及根部釋放氧氣量有正相關，陳(1991)指出此紅褐色礦物質主要爲鐵，與稻根氧化能力有關，氧化能力愈強的稻根，將根皮層外聚積的 Fe^{2+}氧化成 Fe^{3+} 的量愈大。Ding and Musgrave(1995)期能瞭解此一物質是否與小麥生長有關，12 個小麥品種及 2 個品系在溫室盆栽進行浸水試驗，浸水後土壤氧化還原電位在-46 至-171 mv 之間，浸水小麥產量較正常排水良好者降低 28-49%，根系包覆之紅褐色礦物經分析主要是鐵。小麥產量與包覆之鐵、錳及磷量呈負相關。嚴重包覆鐵之浸水小麥根系形成之通氣組織顯示根部內部構造受損。與水稻不同的是，小麥根部在浸水情況下，包覆礦物之量與穀粒產量呈負相關，顯示小麥耐浸水的機制顯然劣於水稻。

Kludze *et al.*(1993)將水稻種植於坋質壤土，控制浸水土壤之氧化還原電位於 200，-200 及-300 mv。當土壤氧化還原電位下降，甲烷之產生及釋放增加。當土壤氧化還原電位由-200 mv 下降至-300 mv，甲烷產生量增加 10 倍，釋放量增加 17 倍。當土壤氧化還原電位下降，稻根地上部乾重，以及稻根長度隨之降低。土壤氧化還原電位以下列兩種方式來影響甲烷從稻株之流動(1)直接決定土壤產生甲烷的產生速率及產生量，(2)導致稻株形態上及生理上的改變，來影響土壤和大氣間氣體的交換。

Wang *et al.*(1993)指出甲烷開始形成的土壤氧化還原電位大約在-150 至-160 mv 之間。在-230 至-150 mv 之間，甲烷的產生與土壤氧化還原電位間是負指數關係，最適合甲烷形成大約在 pH7 附近。pH 輕微下降後，形成之酸性物質大幅降低甲烷的生成。土壤 pH 微幅下降 0.2 單位，使得控制在-250 及-200 mv 之土壤甲烷產生量分別下降 20 %及 25 %。顯示改變土壤之 pH 及改善土壤通氣狀況，都有助於減少甲烷之產生及排放。近年來米飯食味品質日益受到重視，各種栽培管理及育種均著眼於米質改善，改善稻田土壤通氣，提昇土壤氧化還原電位有助於提昇稻米米飯食味及均衡度(-H/H)，對提昇米質有顯著的效果(陳, 1993)。

參、土壤溫度逆境

土壤溫度是影響作物生產一個很重要的因素，但經常被忽視。地球上大部份的土壤缺乏氮和磷，可以幫助植物增加氮和磷吸收的微生物，通常與植物根共生(例如固氮菌及菌根菌)，作物需要依靠此種共生改善養分吸收，以獲得增產。因此，土壤溫度對於共生體系中之微生物極爲重要。

臺灣一期作早期地溫可能低至 10～15 ℃之間，二期作早期地溫則可能高至 35～40 ℃之間，此種逆境對水稻幼苗生育有其不利影響。溫度逆境直接影響根系及土壤微生物的各項生理作用。對一般作物而言，根系生長最低溫度大約 5 ℃，最高溫度則在 35～40 ℃，不同種類作物間差異甚大。通常在較高溫度下，禾本科作物根系之生長傾向根徑變細，根長增加，例如黑麥草在 13 ℃下根的直徑會比在 29℃下多出 60%(Garwood, 1968；Clarkson and Warner, 1979)。玉米在 25 ℃下根長比 18 ℃多一倍，主要是由於高溫下磷的吸收多出 60% 所造成(Mackay and Baraer, 1984)。通常低溫下木本植物根也容易木栓化，新根數目減少，長度降低(Nambiar *et al*., 1979, 1982)，高溫則大量增加側根的數目(Gregory, 1983)。

洪(1978)指出二期作初期地溫甚高，有機物之分解快速，容易引起高度之還原狀態，除銨之供應速度可能提高之外，隨之而有硫化氫，重碳酸離子，亞鐵離子，低級脂肪酸如醋酸、丁酸等，以及酚酸等聚集之可能，使稻根受到傷害而減產。改進二期作首要之務在加強土壤排水，防止毒性物質之產生及聚集爲害。二期作/一期作之收量比率與各種土壤性質的相關獲知其與土壤 pH 值和田間滲漏率之關係最大，各呈顯著的負與正相關，而田間滲漏率與土壤 pH 值有顯著的負相關。連(1978)也指出二期稻作低產以排水性差之石灰性土壤爲顯著。此種水田在二期作水稻生育初期高溫多雨環境下，排水不良，前作遺留之水稻殘株在高溫下迅速分解，土壤溶液中集積高濃度的 Ca^{2+}，HCO_3^-，CO_2 以及其他有機化合物，阻礙稻根之養分吸收和水稻生長。

陳(1991)指出臺灣二期作插秧初期，土壤溫度較一期作高出 10～20 ℃，由於高溫下微生物活動旺盛，使得同一稻田二期作土壤氧化還原電位較一期作平均低 200 mv 以上。Yang and Chang(1997)以盆栽試驗，測試水稻在成熟期間，每日土壤溫度變化與甲烷釋放量的關係。指出甲烷的釋放速率，隨著土壤溫度上升而昇高，每日中午至下午三時之間，甲烷的釋放速率爲最高，每日上午三時至六時，甲烷的釋放速率爲最低。未種植水稻之土壤，其每日甲烷的釋放速率變異較栽種水稻者高。 Nene *et al*.(1997)引述 Wang(1995)的報告指出，土壤溫度的變化，是控制甲烷從土壤中釋放的主要因子。當土壤溫度低於 25 ℃，溫度對甲烷的釋放量影響極小，而當土壤溫度在 25～40 ℃之間，對甲烷的釋放量則有顯著影響。甲烷每天不同時間的釋放速率差異甚大，日間土壤溫度 31℃與夜間土壤溫度 20 ℃，甲烷釋放速率約有 7 倍的差異。高溫促進稻田甲烷的釋放，而低溫則有抑制甲烷的釋放效果。

水稻幼苗在高溫逆境下累積相當大量的 104 及 90kD 蛋白質。Pareek *et al*.(1995)指出水稻置於鹽害、水分、低溫之逆境及外加 ABA 的情況下，也都有不同程度的相似反應。此外，小麥、高粱、豌豆、玉米幼苗在高溫逆境下也會產生 104 及 90kD 蛋白質。Johnson *et al*.(1995)指出高地溫使得施用於田間殺草劑提早分解，在較低的土壤水分張力(飽和；0 KPa)下，2,4-D 的分解亦較 100 KPa 之高土壤水分張力下快。土壤中的磷常受到三價鐵的包裹，無法被作物吸收，長期浸水後，由於微生物的作用，三價鐵還原成二價鐵，包裹磷於是溶解成爲有效性。溫度直接影響此等微

生物的活動。土壤溫度由 20 ℃提高到 30 ℃，土壤有效性磷的含量明顯提高，尤以在連續浸水情況下。間斷性灌排水則使得土壤有效性磷降低(Saleque *et al*., 1996)。

土壤溫度和水分狀態直接影響土壤中氮素的礦質化、硝化作用及脫氮作用。此種影響在有機質土更爲明顯。Zanner and Bloom (1995) 將兩種有機質土分別置於 4、7、10、16 及 22 ℃下孵育，當溫度由 4 ℃提高至 22 ℃，銨態氮含量由每公斤乾土 0.3 mg 增加至 2.0 mg，增加將近 7 倍。顯示礦質化過程微生物的活動受到土壤溫度的提昇，而有鉅幅的增進。有機質土保水力甚強，硝化作用和脫氮作用可以同時發生，脫氮作用速率低於硝化作用，當土壤溫度由 4 ℃提高至 22 ℃，硝化作用速率(由銨態氮的耗失估計)由每天每公斤乾土 17 mg 增加至 99 mg，提昇 5.8 倍。脫氮作用(由全無機氮，包括銨態及硝酸態氮的耗失估計)也由每天 9 mg 增加至 53 mg。由於有機質土的高保水力，使得硝化作用與脫氮作用同時發生，對普遍栽培於有機質土之野生稻及旱作物的氮素利用效率，均有影響。

肆、土壤鹽害逆境

鹽害對植物根系造成的逆境包括滲透逆境及離子逆境。前者由於高鹽分濃度造成土壤水分潛勢降低，而導致植物缺水(Mass and Nieman, 1977)。後者則由於鹽土中普遍存在的高濃度鈉、氯、鎂及硫酸根離子所造成的特殊作用，此一特殊作用指超越滲透逆境之外，任何對植物生長的限制(Roundy, 1985; Hassan and Oversdrest, 1952)，造成高濃度鹽害導致之離子不平衡(Roundy, 1985)。鹽害使得根的伸長停頓，導致靠擴散移動到根部的離子量不足供其吸收，另外某些靠整體流動到根表面的離子又可能累積過量，使得其他離子無法與其競爭。例如高濃度的氯離子，已證實會減少蕃茄對硝酸根離子的吸收(Guggenheim and waisel, 1977; Kafkafi *et al*., 1982)，高濃度硝酸鹽也會降低酪梨對氮的吸收(Bar *et al*., 1987)以及大麥對磷的吸收(Lamaze *et al*., 1987)。

Lutts and Bourharmont(1995)指出營養生長期，秈型陸稻品種(None Bokra, Buhran Rata, Panwell 及 Pokkali)表現耐鹽性，但稉稻品種(蟻公包及臺農 67 號)及優良育成秈稻品種(IR4630, IR2153 and IR31785)之耐鹽性則相當歧異。秈稻 Panwell 在孕穗期，抽穗期及穀粒充實期均表現耐鹽性，其他品種則耐鹽性在生殖生長期(如同營養生長期一樣)表現歧異性。Raychaudhuri and Majumder(1996)則指出耐鹽水稻品種不管在幼苗期或成長植株，鹽分處理均使得葉綠體 L-myo-inositol 1-phosphat synthase 活性提高。

Xu *et al*.(1996)利用基因轉殖方式將大麥 HAVI 基因導入水稻細胞懸浮液，誘導出轉殖水稻，第二代基因轉殖稻株表現出對缺水及鹽類之耐受性，也比非轉殖之對照水稻在逆境下延遲出現症狀，同時在逆境消除後，也較快恢復生長。Lutts *et al*.(1996)指出耐鹽品種 Nona Bokra 及 IR4630，苗期處於鹽分環境下，根和莖對鹽分，氯、鎂和脯氨酸的累積均低於不耐鹽品種如蟻公包和 IR31785，但鉀的累積量則較多。對鹽害最敏感的品種 IR31785，磷由根部輸送到地上部明顯受到抑制。對耐鹽品種而言，地上部鈉、氯的累積顯著增加，鉀的累積降低只侷限在老葉，脯氨酸則所有品種都發現在新葉累積。耐鹽品種根部、最老、及最幼葉之滲透勢均低於不耐鹽品種。脯胺酸的累積則似乎並未涉及水稻鹽害的滲透調節。

Naqvi *et al*.(1995)指出發芽 10 天之水稻幼苗(Nona bokra, IR28)以 2%鹽處理 8 小時後，根部發現多出兩種新的蛋白質，其分子量分別對應於 27 及 25.5 KD，待停止處理恢復兩天後，此兩種蛋白質含量

降低，顯示水稻根部組織具有藉改變其大分子組成，來適應外界離子環境改變的能力。Rathinasabapathi *et al.*(1993)指出許多禾穀類作物在遭遇乾旱或鹽分逆境時，會累積沒有毒性之滲透調節物質 Glycinebetaine，但水稻由於缺乏兩個合成生化合成途徑，所以無法形成 Glycinebetaine，因此建議可以用導入 glycinebetaine 生化合成異種(heterologous)基因的方式，改進水稻抗旱及耐鹽性。Gregorio and Senadhira (1993) 利用不同耐鹽程度品種，從最敏感之 IR28，到最耐鹽之 Nona Bokra 和 Pokkali，共九個親本進行全互交，遺傳成分分析顯示抗鹽性狀之一的低 Na/K 比是由累加性及顯性基因共同控制。由於環境效應甚大，遺傳率甚低，建議耐鹽性選拔應在較晚世代進行，且需控制環境條件以減少環境效應。耐鹽性雜種優勢的存在，也使得育成雜交水稻以供鹽土栽培成爲可能。

Yeo *et al.*(1991)添加 50 mM 氯化鈉使水稻葉片提早老化死亡，葉片變短。鹽害造成水稻生長減緩，主要是由於水分供應受限制。Claes *et al.* (1990)指出對鹽害敏感之水稻品種臺中在來 1 號，其根部在鹽害逆境下誘導出 8 種蛋白質，其中之一分子量爲 15 kD，等電點爲 5.5。植物在遭受生理化學逆境下，較容易受到昆蟲侵襲。鹽害逆境使得稻株內氮素含量增加，鉀含量減少，忌避化學成分含量減少。鹽份在電導度 1.2 sm^{-1} 情況下，白背飛蝨的吸食、生長、成蟲的生命期、繁殖、以及族群數目，均較無鹽害之對照增加。不管鹽害程度多大，敏感的臺中在來 1 號均與抗鹽的 IR 2035 有明顯的區別(Salim *et al.* 1990)。鹽害逆境下，耐鹽品種可以維持較高濃度的亞精胺(spermidine)和精胺(spermine)，但丁二胺(putrescine)則整個生長期維持不變。鹽害敏感品種則地上部累積過量丁二胺，和低量的亞精胺和精胺。抗鹽機制中，耐鹽品種大量增加多元胺(polyamines)，相對只增加少量的二胺(diamines)。相反地，鹽害敏感的水稻品種則大量增加丁二胺，卻無法維持高含量的多元胺。Sharma and Swarup(1997)將農用級黃鐵礦(含硫 22%)施用於鹼性土壤，使得土壤 pH 及交換性鈉百分比(ESP)降低，作物產量提高，其效果則視其水溶性硫含量及施用時期而異，含有 5.5%及 8%水溶性硫之黃鐵礦，其效果如同石膏。新開採的黃鐵礦(含水溶性硫僅 1%)則對鹼性土壤之改良沒有效果，必須儲藏於潮濕環境中一個月，借助於硫磺氧化細菌之作用，水溶性硫可以提昇至 5%。

伍、土壤重金屬逆境

早期地球表面一般生態體系下，活性重金屬只佔極少量，但因人類大量採礦，導致生物圈重金屬大量污染。例如鉛，原本生物圈含量很低，但由於 1923 年起加鉛汽油的大量使用，目前已成爲全世界普遍嚴重的污染，即使南極圈的冰層也不例外。自然界大約有三分之二的化學元素是重金屬，其中有些非常稀有，因此對生物不具重要性；有些則普通存在但並非生物的必需元素；有些重金屬則對生物爲必需元素。通常生物對此類元素的反應都是二次曲線型式，在某一點之下是正面的反應，但超過一定濃度後，就變成毒害，有些重金屬則在很低的濃度下已經呈現毒性。高等植物的根是接觸土壤及土壤溶液的第一個器官，也是最先接觸到重金屬的部位。重金屬元素濃度太高，根及植株遭受毒害，濃度太低，則顯現缺乏症狀。

Rubio *et al.*(1994)指出水稻生長於含鎘及鎳之重金屬培養基中 10 天，已累積大量的重金屬，伴隨著株高及根長的減少。重金屬處理也導致植株鉀、鈣及鎂含量降低，特別是地上部，顯示鎘及鎳的爲害不只是抑制水稻養分的吸收，也會影響植株不同部位養分的分配。添加 ABA 或

GA 並不能克服重金屬的爲害，反而導致鎳爲害植株鈣的含量降低。兩種生長素均顯著降低重金屬進入植株。此外，施用生長素抑制鎘及鎳轉運至地上部，導致重金屬累積在根部。 Ros *et al* .(1992) 將生長 6 天稻株分別置於含 0.5 mM 鎳及鎘培養基中 5 或 10 天，ATPase 水解酵素活性以鎘處理 5 天及 10 天者分別增加 37 及 34%，以鎳處理者則分別增加 60%。

Moya *et al.*(1995)探討外加 GA 及 ABA，對重金屬逆境處理水稻之影響，以 0.1 mM 鎘及 0.5 mM 鎳處理，顯著抑制水稻之生長，使得碳水化合物累積在莖及第一葉，特別在已發芽成幼苗的種子中。若同時添加 14 μM GA3 於含鎘及鎳之培養基中，可以改善重金屬的危害，促使已發芽種子內碳水化合物轉運至地上部，促進水稻幼苗生長。GA3 可以增加根及第二、第三業的糖含量，改善碳水化合物的分佈型態。相反地，施用 19 μM 之 ABA 則等同重金屬的危害，不但抑制幼葉的生長，也抑制供源器官儲藏物質轉運到積儲器官。此外，糖類也累積在根及第二葉，而非第三葉，鎘爲害之植株在添加生長素後淨光合作用速率可以恢復。

Greipsson(1995)指出有鐵沉積在稻根表面時，可以減輕鋅的毒害，稻株也因而較稻根沒有鐵沉積者有較大的根重和葉重，同時植體中含有較大量的鐵及較低量的鋅。在過量銅和鎳存在的土壤，稻根表面有鐵沉積者，葉片中磷的含量會較低，葉片中活性鐵含量增加，可以提昇水稻抗衡重金屬毒性的能力。顯示鐵在稻田中扮演相當重要的角色，鐵的存在不但抑制重金屬的毒害，也抑制甲烷和硫化氫的產生，特別在通氣逆境之土壤環境有其重要性。

陸、土壤壓實

土壤有天生的機械強度，使其可以支撐植物，維持孔隙以容納空氣、水分和養分的供應體系，且承載植生及其上的土壤，供動物以及機械的行走，而保持不崩解。當土體承受壓力，孔隙變小，阻力增加，總體密度變大，因而限制根系生長。機械阻力也表示土體對生長中根系抗拒變形之抗力，所以根的生長必須克服土壤機械阻力，根的生長壓力必須超過土壤機械阻力，根才能伸長 (Gill and Bolt, 1955)。Pfeffer(1983)是最早測定根生長壓力的人，他測定不同植物根的生長壓力大約介於 0.7～2.5 MPa 間。根縱向(向前推進)的生長壓力約在 0.24～1.45 MPa 間，橫向(根徑擴大)的壓力則在 0.51～0.90 MPa 之間 (Gill and Bolt, 1955; Taylor and Ratliff, 1969; Eavis *et al.*, 1969; Aggarwal and Prihar, 1975; Misra *et al.*, 1986a)，測定土壤機械阻力通常使用穿刺計(penetrometer)。

臺灣稻田土壤由於長期在浸水情況下耕犁，使得土壤密實，犁底層障礙極爲明顯，嚴重限制水稻根系之伸展與發育，限制養分吸收之有效土壤體積，必需施用大量肥料，因而造成肥料之浪費。

土壤壓實之程度一般以總體密度及穿刺阻力表示，耕地的犁底層常因總體密度過高而限制根系向下發展。構造良好土壤總體密度應在 1.2 g cm^{-3} 以下，超過 1.4 g cm^{-3} 就構成對根系的限制(楊，1986)。Bertrand and Kohnke(1957)也指出當底土總體密度超過 1.5 g cm^{-3}，玉米根系無法穿透，但在 1.2 g cm^{-3} 下，根系生長良好。Kar(1976)以三種質地土壤實驗，分別爲粘土、壤土及砂質壤土，根穿過土壤的深度隨總體密度增加而減低；在 37～25 ℃ 溫度下，總體密度愈低，根重愈大。土壤總體密度隨質地而異，粘土是 1.0 g cm^{-3}，壤土是 1.4 g cm^{-3}，砂質土是 1.6 g cm^{-3}。根系穿過土壤，不但與總孔隙量有關，與土壤大小孔隙之比例亦有關。細質地土壤，小孔隙多，因此需要更低之總體密度，根才能穿過。Taylor *et al.*(1966)比較不同

質地之四種土壤，土壤強度與總體密度及水分張力的關係均爲正相關。但在相同水分張力及總體密度下，質地愈細，土壤機械阻力愈高。同時不論何種土壤質地與總體密度，在 0.3 至 1.5 MPa(相當 3～15 kg cm^{-2})土壤機械阻力範圍，隨機械阻力增加，根穿透土壤的百分率直線下降，至土壤機械阻力爲 2.5 MPa 時，根即完全無法穿透。 Yahata(1976)指出以穿刺計測得土壤機械阻力大約在 10 kg cm^{-2} 時會限制稻根生長，超過這個數值，水稻根幾乎不能穿過土壤。土壤穿刺阻力與土壤水分有密切關聯，土壤愈乾，土壤粒子間接觸愈緊密，穿刺阻力愈大。 Thangaraj *et al.*(1990)以盆栽試驗持續排水 16 天後，0～20 cm 土層穿刺阻力增加至 2.5 MPa，使得稻根生長減少 47%。

IRRI(1978)報告指出，水稻在浸水環境下，當土壤總體密度超過 1.2 g cm^{-3}，根的伸長速率會受到抑制。當土壤水分減少時，在更低的總體密度下就會造成抑制。陳(1991)在不同分蘗期曬田，使 30 cm 深度土壤水分張力達到 0.03 MPa 時，土壤剖面最大穿刺阻力由湛水區之 10 kg cm^{-2} 以下劇昇到 42 kg cm^{-2}。俟 30 cm 處土壤水分張力達到 0.08 MPa 時，土壤 18 cm 深度穿刺阻力已達到 58 kg cm^{-2}。因爲穿刺阻力增加，使得提早於 4 本分蘗期曬田處理之水稻臺農 67 號，每株根乾重只有 2.92 g，較對照湛水區減少 8%。根長也由湛水區之每株 8018 cm 減少爲 2888 cm，減少 64%。磷的吸收量降低 33%。延至 10 本分蘗後才進行曬田處理者，其根重最重，但根長仍較湛水區減少 52%。曬田後，磷的有效性降低及土壤穿刺阻力增加，是抑制水稻分蘗的重要機制。Gerard *et al.*(1982)指出，土壤穿刺阻力隨著土壤質地不同而有差異，其以土壤中粘粒含量進行分析，發現根生長的臨界阻力（即根生長停止時之穿刺阻力值）隨著粘土含量的增加而降低。 Thanagarj *et al.*(1990)指出， 稻根的生長由於土壤穿刺阻力變化而有極大的差異，在表土下 0～25 cm 土壤中， 根長密度隨著土壤穿刺阻力的增加而逐漸減少， 當土壤穿刺阻力從 0.1 增加至 1.5 MPa時，其根長密度減少 40%。Lal (1985) 也指出，隨著總體密度由 1.0 g cm^{-3} 增加到 2.0 g cm^{-3} 時，水稻根乾重由 1.54 g 降低至 0.5 g，根的穿透深度也降低，由 19.8 cm 降低至 5.2 cm。黃(1982)指出，表土總體密度和有機質含量有極顯著負相關，富含有機質之土壤總體密度較低，根系穿透阻力較小，在晒田後較不易有過度密實的問題。

臺灣二期稻作低產的問題，許多學者提出不同的看法，二期作之早期高溫造成稻株生理及根系之不利環境，以及土壤因高溫產生有毒物質都是低產可能原因。吳等(1979)利用斷續灌溉改善排水，並施用大量鉀肥，二期作增產 20～40%。連(1979)指出二期作稻穀產量與土壤 pH 呈負相關，但與滲漏速度呈正相關。密實的土壤造成通氣不良，傳統浸水打漿耕犁方式使得土壤中之粗孔堵塞，滲漏速度約減慢三分之二。打漿雖可減少滲漏，節省灌溉用水，但滲漏太慢，帶入的溶氧減少，可能也是減產的原因。顏等(1983)指出施用稻穀可以疏鬆土壤。陳等(1991)則指出乾犁可以使得乾犁田由於滲漏速度加快，每天滲漏 13.8±3.3 mm，較傳統濕犁田之 5.0±2.0 mm 快 2.8 倍。插秧後生育初期土壤氧化還原電位較一般濕犁田高出 50～70 mv，土壤通氣獲得改善。分蘗期土壤總體密度降低 0.02～0.08 g cm^{-3}，孔隙率增加 1～3%，使根系容易發展。土壤 pH 由一般濕犁田之 5.5±0.2 提高至 6.1±0.2，原因可能在於滲漏加速，灌溉水含鈣量高達 10～48 ppm，使得土壤鈣含量增加所致。

氧氣擴散速率(ODR)亦因壓實而降低，當 ODR 降至 15 g cm^{-2} min^{-1} · 10^{-8} 以下，根長即受抑制(Letey *et al.*, 1996)，當

土壤氧氣擴散速率低於 20 至 30 g cm^{-2} min^{-1} · 10^{-8}時，對玉米根會造成傷害(Bertrand and Kohnke, 1957)。Tackett and Pearson (1964)研究土壤氧氣濃度與土壤總體密度對根系發育之影響，發現當氧濃度低於10%時，根在土壤中之穿透力即急速下降，且其穿透所需之臨界氧濃度愈高。Stepniewski (1980)指出總體密度與土壤含水量對 ODR 有密切的關係，大約總體密度大於 1.5 g cm^{-3}，則在正常含水量下，其 ODR 已不足以供應根系正常的生長。

Ray *et al.*(1996)利用分析限制片段長度多型性(RFLPs)探討水稻根之穿透力，數量性狀基因座分析指出 8%變異爲根穿透數目，19%變異爲根數目，13%爲根穿透指數(水稻根穿透石油磖板的百分比)，14%爲分蘗數。

稻田土壤浸水耕犁整地雖有其優點，但是時間、能源、及資本投入都相當不經濟，Sharma *et al.*(1988)探討不同稻田整地技術之時間、能源、及資本效益。粘土以零整地直播者每天耗水量(包括滲漏及蒸發散)爲 37 mm，零整地插秧者每天耗水 35 mm，最少整地每天耗水 34 mm，傳統浸水耕犁耗水量最低，每天只有 30 mm。土壤質地較粗者，滲漏較快，粘質壤土則四種處理之耗水量分別爲 393、501、263 及 164 mm。在 0～10 cm 深度水稻根系密度與種植時土壤總密度呈負相關，但產量與根長密度呈正相關。即土壤越密實，水稻根長密度愈低，稻穀產量愈低。零整地之稻田土壤總體密度及土壤穿刺阻力均低於耕犁土壤。粘土以最少整地處理者，水稻兩期作平均穀粒產量較零整地高出 26%。零整地及最少整地處理在收穫後土壤乾燥較快，表土的裂縫則以浸水耕犁區較多。粘土以最少整地處理，其穀粒產量與浸水耕犁相同，顯示粘土稻田如果雜草可以適當控制，則節省能源、勞力及時間之最少整地法，應可代替傳統的浸水耕犁方法。

Snipes *et al.*(1990)指出種植水稻 2 年後栽培棉花，其土壤壓實程度顯然大於連作棉花土壤，也使得土壤中鈣的含量減少，顯示稻田耕犁及浸水管理有使土壤加速密實的現象。深耕有助於改善土壤壓實，Kundu *et al.*(1996)指出深耕 40 cm，使得第一季水稻氮素吸收量較淺耕 15 至 25 cm 處理增加(土壤中礦物氮每公頃增加 20～25 kg，水稻吸收氮素每公頃增加 16～18.8 kg)，增加的氮素供應主要來自 15～30 cm 土層。隨後兩季水稻，深耕 40 cm 處理底土氮素含量最高，較之淺耕 15 cm 者，水稻吸收之氮素每公頃增加 12～14 kg。深耕主要的效應來自土壤之機械阻力被去除，連續三季水稻顯示深耕對土壤之氮素肥力並無不利影響。

柒、結　　語

水稻栽培過程中，根系與地上部同樣容易遭受逆境，根系環境事實上遠較地上部環境複雜，且較不受重視。長年以來，由於人類育種選拔過程，均栽培於整地良好，養分充裕的環境。加上選拔過程均著眼於地上部性狀，以致育成品種多爲較淺根系品種，對根系逆境之適應性顯然較野生稻或陸稻差。水分及氧氣逆境主要受土壤水分多寡，及土壤的生物、物理及化學性質綜合影響，通氣太好，銨態氮轉變爲硝酸態氮，容易因淋洗或再浸水後脫氮作用而損失。磷也容易受到 Fe^{3+}包裹形成無效性的磷酸鐵，對水稻氮和磷的吸收均有不利的影響。長期浸水可能是較有利的稻田土壤水分管理原則，而且也附帶有抑制雜草及預防一期作早期低地溫，及二期作早期高地溫的效果，似乎是最有利的選擇。但長期浸水一方面要考慮灌溉水的不經濟，特別在亞洲水稻栽培地區，逐漸工業化後，農業用水受工業用水及民生用水的雙重擠壓，水源日益缺乏。另一方面，稻田土壤長期浸水，土壤氧化還原電位下

降，鐵錳溶解度增加，在某些土壤可能造成毒害，或對水稻吸收氮素、鉀素形成抑制。氧化還原電位若持續下降，則還原物質大量產生，甲烷、硫化氫等物質形成，在較 pH 低的土壤，可以抑制甲烷的產生，pH 下降有助於鐵的溶解度增加，在不缺鐵的土壤也有助於抑制硫化氫的形成。

根系環境雖然複雜，但似乎遠較地上部環境易於控制管理，未來若能在育種過程，多考慮根系性狀之選拔，應可突破目前水稻栽培之限制。

捌、引用文獻

小葉田亨、高見普一. 1981.登熟初期の水ガィの穀實生長，乾物分配および玄米收量に及ぼす影響.日作紀 50(4): 536-545.

王敏昭. 1974. 土壤通氣對水稻生長的影響. 中興大學碩士論文.

李健择. 1993. 土壤水分境況對水稻生育及稻米品質之影響. 中興大學碩士論文.

李健择、陳世雄、許愛娜、宋勳. 1993. 穀粒充實期土壤水分境況對水稻生育及米質之影響. 臺中區農業改良場研究彙報 39: 41-50.

李蘭帝、邱再發. 1968. 土壤氧化還原電位與水稻生育關係之研究. 臺灣省農業試驗所年報.

吳育郎、鍾德月、林富雄. 1979. 高屏地區二期作稻增產之措施及其成效 227-243.

洪崑煌. 1978. 一、二期作水稻氮肥吸收利用率與收量之關係. p. 133-140. 謝順景、劉大江(編)臺灣二期作稻低產原因及其解決方法研討會專集. 行政院國家科學委員會.

洪崑煌、張煥正、李達源. 1978. 滲濾速率與水田中 Eh 之深度分布關係. 土壤肥料通訊第 329 期.

連深. 1978. 第二期稻作數量低落之土壤地點及有關因子. p. 141-153. 謝順景、劉大江(編)臺灣二期作稻低產原因及其解決方法研討會專集. 行政院國家科學委員會.

陳世雄. 1991. 曬田對水稻磷之吸收及分櫱之影響. 中華農藝 1(3): 277-291.

陳世雄. 1992. 土壤還原電位對水稻根活性與光合作用之影響. 中華農藝 2: 169-181.

陳世雄、楊策群、朱德民、張英勝. 1991. 乾犁田改進二期稻作的土壤通氣. 中華農學會報新 155: 30-39.

陳世雄、蘇慕容. 1993. 土壤特性對稻米品質之影響(二)土壤母質對米飯食味之影響. 中華農藝. 4: 173-181.

黃明輝. 1982. 影響水稻生產之土壤物理性檢定. 中華農業研究 31: 347-352.

黃明輝. 1984. 稻田土壤還原電位之檢定及用於水分管理之研究. 中華農業研究 33(3): 265-275.

曾國珍. 1981. 還原電位和總體密度對水稻根系分佈與產量的影響. 國立中興大學碩士論文.

楊策群. 1973. 土壤氧氣濃度對水稻生長的直接影響. 國科會科學彙報 6: 163-168.

楊策群. 1986. 排水不良土壤之特性與管理. 國立中興大學土壤調查試驗中心. 土壤資料應用訓練班講義. p. 1-5.

謝佑立. 1978. 水分管理對土壤性質與水稻產量之影響. 國立中興大學碩士論文.

謝順景、劉大江(編). 1978. 臺灣二期作稻低產原因及其解決方法研討會專集. 行政院國家科學委員會.

顏吉甫、陳昇明、楊策群. 1983. 穀殼施用於水稻田之效果. I. 對農藝性狀之影響. 農藝彙報 6: 28-34.

Ackerson, R. C. 1981. Stomatal Osmoregulation in cotton in response to water stress. II.

Leaf carbohydrate status in relation to osmotic adjustment. Plant Physiol. 67: 489-493.

Ackerson, R. C. and R. R. Hebert. 1981. Osmoregulation in cotton in response to water stress. I. Alterations in photosynthesis, leaf conductance, transpiration, and ultrastructure. Plant Physiol. 67: 484-488.

Aggarwal, G. C. and S. S. Prihar. 1975. A simple technique to determine axial root growth force. Plant Soil. 42: 485-489.

Alberda, T. 1953. Growth and root development of lowland rice and its relation to oxygen supply. Plant and Soil(5): 1-28.

Aomine, S. 1962. A review of research on redox potential of paddy soils in Japan. Soil Sci. 94: 6-13.

Bar, Y., U. Kafkafi and E. Lahav 1987. Nitrate nutrition as a tool to reduce chloride toxicity in avocado. S. Afr. Avocado Growers' Assoc. Yearb. 10: 47-48.

Banba, H. and T. Ohkubo. 1981. Relation between root distribution of upland crops and their yield. Jap. Crop Sci. 50(1): 1-7.

Bertani, A., I. Brambilla and F. Menegus. 1980. Effect of anaerobiosis on rice seedling: growth, metabolic rate and fate of fermentation products. J. Exp. Bot. 31: 325-331.

Bertrand, A. R. and H. Kohnke. 1957. Subsoil condition and their effects on oxygen supply and the growth of corn roots. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 21: 135-140.

Black, C. A. 1968. Soil-plant relationship. John Wiley and Sons, Inc., New York, U. S. A.

Bodman, G. B. and J. Rubin. 1948. Soil puddling. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 13: 27-36.

Chang, T. T. and B. S. Vergara. 1975. Varietal diversity and morphoagronomic characteristics of upland rice. Manila, Philippines.

Chang, T. T., G. C. Loresto and O. Tagumpay. 1972. Agronomic and growth characteristics of upland and lowland rices. p. 645-661. In IRRI. (ed.) Rice Breeding.

Clarkson, D. T. and A. M. Warner. 1979. Relation between root and the transport of ammonium and nitrate ions by Italian and perennial rye grass. Plant Physiol. 64: 557-561.

Claes, B. R., R. Dekeyser., M. Villarroel., G. van der Bulcke., M. Bauw., Van. Montagu and A. Caplan. 1990. Characterization of a rice gene showing organ-specific expression in response to salt stress and drought. Plant Cell. 2(1): 19-27.

Clark, F., D. C. Nearpass and A. W. Specht. 1957. Influence of organic additions and flooding on iron and manganese uptake by rice. Agron. J. 48: 586-589.

Cruz, R. T. and J. C. O'Toole. 1984. Dryland rice response to an irrigation gradient at flowering stage. Agron. J. 76: 178-183.

Culter, J. M. and D. W. Rains. 1977. Effect of irrigation history on response of cotton to subsequent water stress. Crop Sci. 17: 329-335.

Culter, J. M. and D. W. Rains. 1978. Effects of water stress and hardening on the interanal water relations and osmotic constituents of cotton leaves. Plant

Physiol. 42: 261-268.

Culter, J. M., K. W. Shahan and P. L. Steponkus. 1980. Alteration of the internal water relations of rice in response to drought hardening. Crop Sci. 20: 307～310.

De Datta, S. K. and M. S. A. A. A. Kerim. 1974. Water and nitrogen economy of rainfed rice as affected by soil puddling. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 38(3): 515-518.

De Datta, S. K., R. J. Buresh, M. I. Samson, W. N. Obcemea and J. C. Real. 1991. Direct measurement of ammonia and denitrification fluxes from urea applied to rice. Soil Sci. Soc. Am. J. 55: 543-548.

Ding, N. and M. E. Musgrave. 1995. Relationship between mineral coating on roots and yield performance of wheat under waterlogging stress. Journal of Experimental Botany. 46: 939-945.

Dingkuhn, M., R. T. Cruz, J. C. O'Toole and K. Dorffing. 1989a. Net photosynthesis, water use efficiency, leaf water potential and leaf rolling as affected by water deficit in tropical upland rice. Aust. J. Agric. Res. 40: 1171～118.

Dingkuhn, M., S. K. De Datta, K. Dorffling and C. Javellana. 1989b. Varietal differences in leaf water potential, leaf net CO_2 assimilation, conductivity and water use efficiency in upland rice. Aust. J. Agric. Res. 40: 1183 -1192.

Eavis, B. W., L. F. Ratliff and H. M. Taylor. 1969. Use of a dead load technique to determine axial root growth pressure. Agron. J. 47: 166-168.

Everard, J. D. and R. A. Kennedy. 1985. Physiology of lipid metabolism during the anaerobic germination of *Echinochloa crus-galli* var oryzicola. Plant Physiol. 77: S-93.

Fereres, E., E. Acevedo, D. W. Henderson and T. C. Hsiao. 1978. Seasonal changes in water potential and turgor maintenance in sorghum and maize under water stress. Physiol. Plant. 44: 261-267.

Fox, Y. C., C. S. Bozarth and R. A. Kennedy. 1988. Modeling of energy requirements for growth of barnyard grass seedling under aerobic and anaerobic condition. Plant Physiol. 86: S-323.

Garwood, E. A. 1968. Some effects of soil water conditions and temperature on the roots of grasses and clovers. 2. Effect of variation in the soil water content and in soil temperature on root growh. J. Br. Grassl. Soc. 23: 117-128.

Gerard, C. J., P. Sezton and G. Shaw. 1982. Physical factors influencing soil strength and growth. Agron. J. 74: 875-879.

Gill, W. R. and G. H. Boil. 1955. Pheffer's studues on the root growth pressure exerted by plants. Agron. J. 47: 166-168.

Gotoh, S. and K. Yamashita. 1966. Oxidation reduction potential of a paddy soil *in situ* with special reference to the production of the ferrous iron, manganeous manganese and sulfide. Soil Sci. Plant Nutr. 12: 24-32.

Grable, A. R. 1966. Soil aeration and plant growth. Adv. Agron. 18: 57-106.

Gregorio, G. B. and D. Senadhira. 1993. Genetic analysis of salinity tolerance in rice (*Oryza sativa L.*). Theoretical & Applied Genetics. 86(2/3): 333-338.

Gregory, P. G. 1983. Response to

temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S&H) : 3. Root development. J. Exp. Bot. 34: 744-756.

Greipsson, S. 1995. Effect of iron plaque on roots of rice on growth of plants in excess zinc and accumulation of phosphorus in plants in excess copper or nickel. J. Plant Nutri. 18(8): 1659-1665.

Guggenheim, J. and Waisel, Y. 1977. Effects of salinity, temperature and nitrogen fertilization on growth and composition of Rhodes grass (*Chloris gayana Kunth*). Plant Soil. 47: 431-440.

Hassan, M. N. and Overstreet, R. 1952. Elongation of seedlings as a biological test of alkali soils. 1. Effects of ions on elongation. Soil Sci. 73: 315-326.

Henson, I. E. 1982. Abscisic acid and water stress of rice (Oryza sativa L.): sequential responses to water stress in the leaf. Ann. Bot. 50: 9～24.

Hite, C. D. and S. Cheng. 1996. Spatial characterization of hydrogeochemistry within a constructed fen, Greene County, Ohio. Ground Water: 415-424.

Hsiao, T. C., E. Acevedo, E. Fereres and D. W. 1976. Stress metabolism, water stress, growth and osmotic adjustment. Phil. Trans. R. Soc. London. B. 273: 490-500.

Hsiao, T. C., J. C. O'Toole, E. B. Yambao and N. C. Turner. 1984. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.) Plant Physiol. 75: 338～341.

International Rice Research Institute. 1963. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1964. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1966. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1967. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1969. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1972. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1973. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1978. Annual Report. Los Banos, Philippines.

International Rice Research Institute. 1983. Annual Report. Los Banos, Philippines.

Jones, M. M. and N. C. Turner. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficit. Plant Physiol. 61: 122-126.

Johnson, J., B. G. Cobb and M. C. Drew. 1989. Hypoxic induction of anoxia tolerance in root of Zea Mays. Plant Physiol. 91: 837-841.

Johnson, W. G., T. L. Lavy and E. E. Gbur. 1995. Sorption, mobility and degradation of triclopyr and 2,4-D on four soils. Weed Sci. 43(4): 678-684.

Jugsujinda, A. and W. H. Patrick, Jr. 1977. Growth and nutrient uptake by rice in a flooded soil under controlled aerobic anaerobic and pH conditions. Agron. J. 69: 705-710.

Jugsujinda, A. and W. H. Jr. Patrick. 1996. Methane and water solute iron production under controlled soil pH and redox conditions. Comm. Soil Sci. Plant Analysis. 27: 2221-2227.

Kafkafi, U., N. Valoras and J. Letey. 1982. Chloride interaction with nitrate and phosphate in tomato. J. Plant Nutr. 5: 1369-1385.

Kar, S. and S. B. Varade. 1972. Influence of mechanical impedance on rice seedling

root growth. Agron. J. 64: 80-81.

Kar, S., S. B. Varade, T. K. Subramanyam and B. P. Ghildy. 1976. Soil physical conditions affecting rice root growth: Bulk analysis. In Sestak, Z., J. Catsky and P. G. Jarvis(ed.) Plant photosynthetic production manual of methods. IBP/DP Convenor, France. P. 343-360.

Kawata, S. I. and M. Katano. 1977. Effect of water management of paddy field on the direction of crown root growth and the lateral root formation of rice plants. Jap. J. Crop Sci. 46(4): 543-557.

Kludze, H. K., R. D. Delaune and W. H. Jr. Patrick. 1993. Aerenchyma formation and methane and oxygen exchange in rice. Soil Sci. Soc. Am. J. 57: 386-391.

Knowles, L. O. and R. A. Kennedy. 1985. Lipid biochemistry of *Echinochloa crus-galli* during anaerobic germination. Phytochemistry. 23: 529-532.

Kundu, D. K., J. K. Ladha, E. Lapitan-de Guzman. 1996. Tillage depth influence on soil nitrogen distribution and availability in a rice lowland. Soil Sci. Soc. Am. J. 60(4): 1153-1159.

Lamaze, T., H. Sentenac and C. Grignon. 1987. Orthophosphate relations of root: NO_3^-effects on orthophosphate influx, accumulation and secretion into the xylem. J. Exp. Bot. 38: 923-934.

Lal, R. 1985. Tillage in lowland rice-based cropping systems. Soil Physical and rice. p. 283-307.

Ludlow, M. M. 1980. Adaptive significance of stomatal response to water stress. In Turner N. C. and P. J. Kramer (ed.) Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. A Wiley-Interscience publication. New York.

Lutts, S., J. M. Kinet and J. Bouharmont. 1995. Changes in plant response to NaCl during development of rice (*Oryza sativa* L.) varieties differing in salinity. J. Exp. Bot. 46(293): 1845-1852.

Lutts, S., J. M. Kinet and J. Bouharmont. 1996. Effects of salt stress on growth, mineral nutrition and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oryxa sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. Plant Growth Regulation. 19(3): 207-218.

Mass, E. V. and R. H. Nieman. 1977. Physiology of plant tolerance to salinity. In crop tolerance to suboptimal land condition. American Society of Agronomy, Madison, Wis. p. 227-299.

Mackay, A. D. and S. A. Barber. 1984. Soil temperature effects on root growth and phosphorus uptake by corn. Soil Sci. Soc. Am. J. 48: 818-823.

Malhi, S. S., W. B. Mcgill and M. Nyborg. 1990. Nitrate losses in soils: effect of temperature, moisture and substrate concentration. Soil Biol. Biochem. 22(6): 733-737.

Mikkelsen, D. S. and S. Kuo. 1976. Zinc fertilizer and behavior in flooded soils. Food and fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region. p. 170-196.

Moya, J. L., R. Ros and I. Picazo. 1995. Heavy metal-hormone interactions in rice plants: effects on growth, net photosynthesis and carbohydrate distribution. J. Plant Growth Regul. 14(2): 61-67.

Naphade, J. D. and B. P. Ghildyal. 1971.

Effect of puddling on physical properties of rice soil. Indian J. Agric. Sci. 41(12): 1965-1967.

Nambiar, E. K. S., G. D. Bowen and R. Sands. 1979. Root regeneration and plant water status of Pinus radiata at different soil temperatures. J. Exp. Bot. 30: 1119-1131.

Nambiar, E. K. S., P. P. Cotterill and G. D. Bowen. 1982. Genetic differences in root regeneration of radiata pine. J. Exp. Bot. 33: 170-177.

Naqvi, S. M. S., V. C. Ozalp, H. A. Oktem and M. Yucel. 1995. Salt induced synthesis of new proteins in the roots or rice varieties. J. of Plant Nutri. 18(6): 1121-1137.

Neue, H. K., R. Wassmann, H. K. Kludze, B. Wang and R. S. Latin. 1997. Factors and processes controlling methane emissions from rice fields. Nutri. Cycling Agroeco. 49: 111-117.

Ofelia, S. N. and J. C. O'Toole. 1986. Reproductive stage water stress and sterility. 1. Effect of stress during meiosis. Crop Sci. 26: 317-321.

O'Toole, J. C. and R. T. Cruz. 1980. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. Plant Physiol. 65: 428-432.

Parao, F. T., E. Paningbatan and S. Yoshida. 1976. Drought resistance of rice varieties in relation to their root growth. Phil. J. Crop Sci. 1: 50-55.

Patrick, W. H. Jr. and I. C. Mahapatra. 1968. Transformation and availability to rice of nitrogen hosphorus in water-logged soils. Adv. Agron. 20: 323-357.

Patrick, W H. Jr. and R. Wyatt. 1964. Soil nitrogen loss as a result of alternate submergence and drying. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 28: 647-653.

Pareek, A., S. L. Singla and A. Grover. 1995. Immunological evidence for accumulation of two high-mloecular-weight (104 and 90 Kda) HSPs in response to different stresses in rice and in response to high temperature stress in diverse plant genera. Plant Mol. Biol. 29(2): 293-301.

Persall, W. H. and C. H. Mortimer. 1939. Oxidation-Reduction potentials in waterlogged soils. Natural waters and muds. J. Ecol. 27: 483-501

Pfeffer, W. 1983. Druck and Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abb. Kongiglich Sachsischen Ges. Wiss. 33: 235-474.

Ponnamperma, F. N. 1967. Dynamic aspects of flooded soil and the nutrient of the rice plant. p. 295-328. In IRRI (ed.) The Mineral Nutrition of the Rice Plant. Philippines.

Ponnamperuma, F. N. 1965. Mineral Nutrition of the Rice Plant. p. 295-328. Johns Hopkins press, Maryland, U. S. A.

Ponnamperuma, F. N. 1972. The chemistry of submerged soil. Adv. Agron. 24: 29-96.

Ponnamperuma, F. N. 1976. Physicochemical properties of submerged soils in relation to fertility. p.1-26. In ASPAC/FFTC (ed.) the Fertility of Paddy Soils and the Fertilizer. Applications for Rice. Taipei, Taiwan.

Ponnamperuma, F. N. 1985. Chemical kinetics of wetland rice soils relative to soil fertility. p. 71-80. In IRRI. (ed.) Wetland Soils: Characterization, Classification and Utilization. Los Banos, Laguna, Philippines.

Ponnamperuma, F. N., R. Bradfield and M. Peech. 1955. Physiological disease of rice attributable to iron toxicity. Nature. p. 175-265.

Rahman, M. S. and S. Yoshida. 1985. Effect of water stress on grain filling in rice. Soil Sci. Plant Nutr. 31(4): 497-511.

Rathinsabapathi, B., D. A. Gage, D. J. Mackill and A. D. Hanson. 1993. Cultivated and wild rices do not accumulate glycinebetaine due to deficiencies in two boisynthetic steps. Crop Sci. 33(3): 534-538.

Ray, J. D., L. Yu, S. R. McCouch, M. C. Champoux, G. Wang and H. T. Nguyen. 1996. Mapping quantitative trait loci asssociated with root penetration ability in rice(*Oryza sativa* L.). Theoretical & Applied Genetics. 92(6): 627-636.

Raychaudhuri, A. and A. L. Majumder. 1996. Salinity-induced enhancement of L-myo-inositol 1-phosphate synthase in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Cell & Environment. 19(12): 1437-1442.

Reddy, K. R., W. H. Patrick, Jr. and R. E. Philips. 1976. Ammonium diffusion as a factor in nitrogen loss from flooded soils. Soil Sci. Soc. Am. J. 40: 528-533.

Richard, B., B. Mocquot, A. Fournier, M. Delseny and A. Pradet. 1986. Expression of alcohol dehydrogenase in rice embryos under anoxia. Plant Mol. Biol. 7: 321-329.

Robert, J. K. M., J. Callis, O. Jardetzky, V. Walbot and M. Freeling. 1984a. Cytoplasmic acidosis as a determinant of flooding intolerance in plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 81: 6029-6033.

Robert, J. K. M., J. Callis, D. Wemmer, V. Walbot and O. ardetzky. 1984b.: Mechanism of cytoplasmic pH regulation in hypoxic maize root tips and its role in survival under hypoxia. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A 81: 3379-3383.

Ros, R., D T. Cooke, C. Martinez-Cortina and I. Picazo. 1992. Nickel and cadmium-related changes in growth, plasma membrane lipid composition, ATPase hydrolytic activity and proton-pumping of rice (*Oryza sativa* L. cv. Bahia) shoots. J. Exp. Bot. 43(256): 1475-1481.

Roundy, B. A. 1985. Root penetration and root elongation of tall wheat-grass and basin wildrye in relation to salinity. Can. J. Plant Sci. 65: 335-343.

Rumpo, M. E., and R. A. Kennedy. 1981. Anaerobic metabolism in germinating seeds of *Echinochloa crus-galli*: metabolite and enzyme studies . Plant Physiol. 68: 165-168.

Rumpo, M. E. and R. A. Kennedy. 1983a. Anaerobic in *Echinochloa crus-galli* Seedling: intermediary metabolism and ethanol tolerance. Plant Physiol. 72: 44-49.

Rumpo, M. E. and R. A. Kennedy. 1983b. Activity of the pentose phosphate and glycolytic pathways during anaerobic germination of *Echinochloa crus-galli*. J. Exp. Bot. 34: 893-902.

Rubio, M. I., I. Escrig, C. Martinez-Cortina, F. J. Lopez-Benet and A. Sanz. 1994. Cadmium and nickel accumulation in rice plants. Effects on mineral nutrition and possible interactions of abscisic and gibberellic acids. Plant Growth Regulation. 14(2): 151-157.

Sagami, L. and K. Fujimaki. 1960. Methods

for measuring the root activity by TTC. Agric. Hort. 35: 1345-1346.

Saglio, P. H., P. Raymond and A. Pradet. 1980. Metabolic activity and energy charge of excised maize root tips under anoxia: control by soluble sugars. Plant Physiol. 66: 1053-1057.

Saglio, P. H., M. C. Drew and A. Pradet. 1988. Metabolic acclimation to anoxia induced by low (2-4 kPa partial pressure) oxygen pretreatment (hypoxia) in root tips of *Zea Mays*. Plant Physiol. 86: 61-66.

Sah, R. N. and D. S. Mikkelsen and A. A. Hafez. 1989. Phosphorus behavior in flooded-drained soils. 1. Effects on phosphorus sorption. Soil Sci. Soc. Am. J. 53: 1718-1722.

Sah, R. N. and D. S. Mikkelsen. 1986. Sorption and bioavailability of phosphorus during the drainage period of flooded-drained soils. Plant and Soil 92: 265-278.

Saleque, M. A., M. J. Abedin and N. I. Bhuiyan. 1996. Effect of moisture and temperature regimes on available phosphorus in wetland rice soils. Communications in Soil Science & Plant Analysis. 27(9/10): 2017-2023.

Salim, M., R. C. Saxena and M. Akbar. 1990. Salinity stress and varietal resistance in rice: Effects on whitebacked planthopper. Crop Sci. 30(3): 654-659.

Sharma. P. K., S. K. De Datta and C. A. Redulla. 1988. Tillage effects on soil physical and wetland rice yield. Agron. J. 80(1): 34-39.

Singh, B. P., M. Das, B. N. Singh and R. N. Prasad. 1990. Effect of flooding on availability of some nutrients and rice growth on wetland rice soils. J. Indian Soc. Soil Sci. 38: 77-81.

Snipes, C. E. M. E. Kurtz and J. E. Street. 1990. Productivity of cotton following rice. J. Proc. Agric. 3(2): 209-211.

Stepniewski, W. 1980. Oxygen diffusion and strength as related to soil compaction. 1. ODR. Pol. J. Soil Sci. 13: 3.

Tackett, J. L. and R. W. Person. 1964. Oxygen requirement of cotton seedling roots for penetration of compactied soil cores. Soil Sci. Soc. Am. J. 28: 600-605.

Takahashi, J. 1960. Review of investigations on physiological diseases of rice. Part I. IRC Newsletter. 9(1): 1-6.

Takai, Y., T. Koyama and T. Kamura. 1956. Microbial metabolism in reduction process of paddy soils. Part 1. Soil Plant Food 2: 63-66.

Tangaraj, M., J. C. O'Toole and S. K. De Datta. 1990. Root response to water stress in rainfed lowland rice. Expl. Agric. 26: 287-296.

Taylor, H. M. and L. F. Ratliff. 1969. Root growth pressure of cotton, peas and peanuts. Agron. J. 61: 398-402.

Taylor, H. M., G. M. Roberson and J. J. Jr. Parker. 1966. Soil strength root penetration relations for medium to coarse textured soil materials. Soil Sci. 102: 18-22.

Thangaraj, M., J. C. O'Toole and S. K. De Datta. 1990. Root response to water stress in rainfed lowland rice. Expl. Agric. 26: 287-296.

Tolley, M. D., R. D. Delaune and W. H. Patrick, Jr. 1986. The effect of sediment redox potential and soil acidity on nitrogen uptake, anaerobic root respiration and growth of rice. Plant Soil. 93: 323-331.

Turner, N. C. 1974. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions. II. At low soil water potential. Plant Physiol. 53: 360-365.

Turner, N. C. and M. M. Jones. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: review and evaluation. *In* Turner, N. C. and P. J. Kramer (ed.) Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley. Inc. New York.

Turner, N. C. and W. H. Patrick, Jr. 1968. Chemical changes in waterlogged soils as a result of oxygen depletion. In 9_{th} Inter. Congr. Soil Sci. 4: 53-65.

Wang, Z. P., R. D. Delaune, P. H. Masscheleyn and W. H. Jr. Patrick. 1993. Soil redox and pH effects on methane production in a flooded rice soil. Soil Sci. Soc. Am. J. 7: 382-385.

Webb, T. and W. Armstrong. 1983. The effect of anoxia and carbohydrates on the growth and viability of rice, pea and pumpkin roots. J. Exp. Bot. 34: 579-603.

Xu, D., X. Duan, B. Wang, B. Hong, T. H. D. Ho and R. Wu. 1996. Expression of a late embryogenesis abundant protein gene, HVA1, from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice. Plant Physiol. 110(1): 249-257.

Yahata, T. 1976. Physical properties of paddy soils in relation to their fertility. p. 28-35. In FFTC/ASPAC (ed.) Fertility of Paddy Soils and Fertilizer Applications for Rice.

Yang, S. S. and E. H. Chang. 1997. Effect of fertilizer application on methane emission/production in the paddy soils of Taiwan. Biol. Fertil. Soils. 25: 245-251.

Yeo, A. R., K. S. Lee, P. Izard, P. J. Boursier and T. J. Flowers. 1991. Short- and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.). J. Exp. Bot. 42(240): 881-889.

Zanner, C. W. and P. R. Bloom. 1995. Mineralization, nitrification, and denitrification in histosols of northern Minnesota. Soil Sci. Soc. Am. J. 59(5): 1505-1511.

Chapter 9 Stress in Soil Environment and Production of Rice

Shih-Shiung Chen[1] and Jiann-Feng Lee[2]
[1]National Chung Hsing University,
Taichung, Taiwan 402, ROC
[2]Taichung District Agricultur Improvement Station,
Changhwa Hsien, Taiwain 515, ROC

ABSTRACT

Aeration stress and soil compaction are serious constraints existed in rice rooting environment of Taiwan. After more than 300 years submergence tillage and puddle, plow-pan barrier is commonly existed in most paddy fields around the island. A high bulk density of 1. 9 g cm^{-3} in plow-pan existed in a latosol paddy fields was recorded. Plow-pan barrier formed paddy soils an artificial shallow soil layer, and thus restricted development of rice rooting system. Low percolation rates of compacted soils affect the aeration and form low soil redox potential regime. Root activity of rice then declined by poor soil aeration. Since the difficult of observation for rice root, and the selection been made rice progeny growing on well-prepared fertile soil environment, most of the new cultivars are lack of adaptability to root environmental stress. Production of rice may achieve some breakthrough if rooting characteristics have been considered in breeding selection, and the barrier of rooting envirenment been eliminated.

Key words: Rooting environment, Stress, Moisture, Aeration, Soil redox potential, Temperature, Salinity, Heavy metal, Soil compaction.